

Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano

Vol. 130 (1989), n. 15, pagg. 205-216

Milano, novembre 1989

Pier Giuseppe Caretto (*),
Patrick Durand (**) & Françoise Blanc (**)

Apport de l'analyse biométrique à l'étude des relations phylogénétiques de la nacre fossile *Pteria margaritifera studeri* (Mayer) (Mollusque, bivalve, *Pteriidae*)

Résumé — Une analyse biométrique a été utilisée pour obtenir des informations sur les relations phylogénétiques entre la forme fossile, provenant surtout du Pliocène piémontais (Italie septentrionale), *Pteria margaritifera studeri* (Mayer, 1894) et quelques *taxa* de Pteriidés actuels comparables, connus comme: *Pteria sterna* (Gould, 1851), *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1855), *P. margaritifera cumingi* (Jameson, 1901), et *P. m. zanzibarensis* (Jameson, 1901). Cette analyse est basée sur les mensurations des valves mesurables dans les exemplaires fossiles et actuels. Les données sont traitées par une analyse statistique descriptive et soumises à une analyse en composantes principales. Les données des exemplaires fossiles sont traitées en éléments supplémentaires dans l'analyse multidimensionnelle.

Sans approfondir ici le problème concernant l'application des *taxa Pteria* et *Pinctada*, ainsi que la valeur taxonomique de la distinction *mazatlanica*, la recherche a confirmé qu'il existe des liens philétiques étroits entre les fossiles et les formes actuelles confrontées. Il ressort, en particulier, que la forme *mazatlanica* se rapproche le plus à la nacre fossile, compte tenu du fait que les habitats pliocéniques et actuels respectifs se sont révélés bien comparables.

Sommario. — Mediante analisi biometrica sono state controllate le relazioni filogenetiche tra la forma perlifera fossile *Pteria margaritifera studeri* (Mayer), proveniente dalle assise mesoplioceniche del Piemonte (Caretto, 1975), e *taxa* attuali correlabili, quali *Pinctada mazatlanica* (Hanley), *P. margaritifera cumingi* (Jameson), *P. m. zanzibarensis* (Jameson) nonché *Pteria sterna* (Gould). L'analisi è stata effettuata con misurazioni e valutazioni multidimensionali su varie valve,

(*) Collaboratore del Museo Civico di Storia Naturale di Milano.

(**) Laboratoire de Zoogéographie Génétique, Université Paul Valéry, B.P. 5043, 34032 Montpellier Cedex, France.

excludendo il periostraco, per ottenere dati comparabili. I risultati ottenuti hanno confermato l'esistenza di stretti rapporti filetici tra le forme fossili e quelle attuali correlabili, con maggior grado di affinità nei confronti della forma *P. mazatlanica*, presente lungo le coste della bassa California e vivente in ambienti del tutto simili, (mancanza di scogliere e di barriere coralline; esistenza di piante ed alghe atte a sostenere gli Pteridi considerati). Per questa forma è in discussione il valore specifico o meno del *taxon*.

Abstract. — Biometrical investigation was carried out on specimens of the pliocene species *Pteria margaritifera studeri* (Mayer) and living taxa *Pteria sterna*, *Pinctada mazatlanica*, *P. margaritifera cumingi* and *P. m. zanzibarensis*.

On the basis of statistical and multidimensional analysis, pliocene specimens were shown more similar to *Pinctada mazatlanica* specimens than any other living species.

Key words: *Mollusca-Bivalvia*, Pliocene, statistic.

Prémisse

Des échantillons fossiles de Bivalves rapportés à la famille des Ptériidés ont été récoltés dans le Miocène viennois (Hörnes, 1870) et dans le Mésopliocène des environs d'Asti, dans le Piémont italien (Caretto, 1975). Des incertitudes subsistent quant à l'identification taxonomique de ces formes fossiles attribuées successivement au genre *Pteria* (Hörnes, 1870) puis *Meleagrina* (Mayer, 1894; Cossmann et Peyrot, 1914; Dollfus et Dautzenberg, 1920).

Ces incertitudes proviennent d'une part des synonymies successives et, d'autre part, des difficultés d'identification inhérentes aux Bivalves. Les critères diagnostiques sont, en effet, le plus souvent basés sur des caractères morphologiques que la plasticité des coquilles rend très polymorphes.

C'est pourquoi nous avons utilisé dans ce travail une analyse biométrique susceptible de fournir des informations sur les relations morphologiques et philogénétiques entre les échantillons fossiles et des échantillons de Ptériidés appartenant aux deux seuls genres actuels *Pteria* et *Pinctada*, ce dernier divisé du premier par Röding (1798).

Remerciements

Les auteurs expriment leur gratitude à M. le Professeur G. Pinna, directeur; aux Dr. P. Arduini et G. Teruzzi, conservateurs du Musée Civique d'Histoire Naturelle de Milan; à M. le Professeur C. Conci de la Société Italienne de Sciences Naturelles, à M. le Professeur V. Parenti, directeur de l'Institut et du Musée de Zoologie systématique de l'Université de Turin; à M. M. A. Coeli, S. Chirone et C. Barola pour les recherches sur le terrain et iconographiques.

Leurs remerciements s'adressent également à M. R. Quissac qui a réalisé les figures illustrant cet article.

Matériel et méthodes

Echantillons étudiés

Exemplaires fossiles: douze exemplaires complets et exceptionnellement bien conservés, récoltés dans les assises supérieures du Mésopliocène des en-

BRITISH MUSEUM (NATURAL HISTORY)
15 FEB 1990
ED
AL LIBRAR

virus du Val Andona près d'Asti, on été utilisés pour cette étude. Ces exemplaires, attribués à *Pteria margaritifera studeri* (Mayer) (Caretto, 1975) sont déposés au Musée d'Histoire Naturelle de Milan (Fig. 1, a, c-d).

Exemplaires actuels: ils ont été choisis en fonction de leur appartenance à différentes entités taxonomiques de la famille Pteriides. A ce propos ont été analysés (Fig. 2):

34 individus de *Pinctada margaritifera cumiugi* (Jameson, 1901), récoltés en Polynésie française;

44 individus de *Pinctada margaritifera zanzibarensis* (Jameson, 1901) provenant de l'île Maurice;

20 individus de *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1855) récoltés dans le Golfe de Basse Californie (Mexique);

30 individus de *Pteria sterna* (Gould, 1851) prélevés sur la côte Ouest de Basse Californie (Mexique).

Caractères biométriques

Nous avons choisi d'étudier uniquement les valves droites afin d'analyser des données homogènes compte tenu du fait que les valves droites sont moins creuses que les gauches et que la concavité des fossiles n'a pas été mesurée en tenant compte d'éventuels phénomènes de déformation plastique.

Les trois mensurations, relevées au mm près dans tous les échantillons sont (Fig. 1):

- la longueur A entre la charnière et le bord externe de la couche nacrée;
- la largeur B de la couche nacrée;
- la diagonale C entre la zone de passage du byssus et le bord interne du périostacum.

Afin d'éliminer l'influence de la taille individuelle, nous avons préféré considérer les rapports de mesures (A/B, A/C, B/C, A/A'); le rapport A/A' permettant d'apprendre la concavité de la valve n'est disponible que pour les coquilles actuelles.

Le tableau des données ainsi établi correspond à un tableau de contingence individus x rapports des mesures.

Traitement des données

Deux types d'analyses ont été effectuées:

— une analyse statistique descriptive portant sur la moyenne et l'écart-type des données dans chaque échantillon, à l'exception de la variable A/A' non déterminée dans les valves fossilisées.

— une analyse en composantes principales (A.C.P.) effectuée sur le tableau des données. L'A.C.P. avec métrique normée consiste à décrire un ensemble d'individus et de caractères quantitatifs: les variables sont centrées réduites et les relations entre les variables sont mesurées par leurs coefficients de corrélation. Les résultats sont donnés sous forme de représentation graphique, deux individus ou deux variables se ressemblant d'autant plus qu'ils sont proches l'un de l'autre.

Les échantillons de *Pinctada* et de *Pteria* constituent les individus actifs de l'analyse; les exemplaires fossiles ont été considérés comme éléments supplémentaires car, d'une part, la taille de cet échantillon était faible et, d'autre part, la concavité (A/A') n'a pu être déterminée.

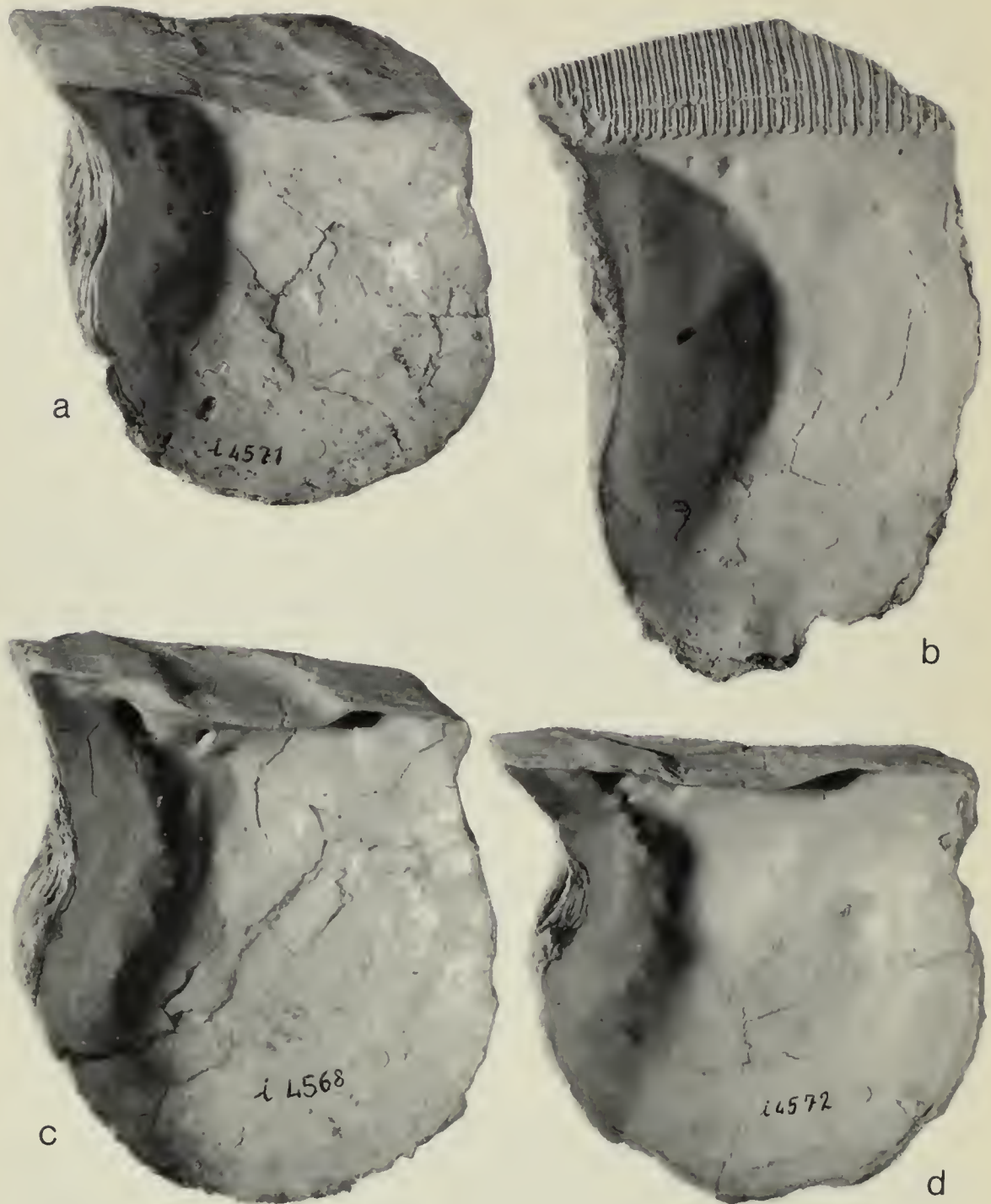


Fig. 1 — a, c, d: *Pteria margaritifera studeri* ($\times 0,4$); b, *Isognomon* sp. ($\times 0,6$).

La projection des individus de chaque échantillon dans l'espace à trois dimensions, formé par les trois axes de l'analyse, délimite un nuage de points représentatifs des caractéristiques biométriques des valves de chaque échantillon. La position relative du nuage formé par les individus fossiles, par rapport aux autres nuages, nous renseigne sur leur ressemblance morphologique indicatrice d'un rapprochement phylogénétique.

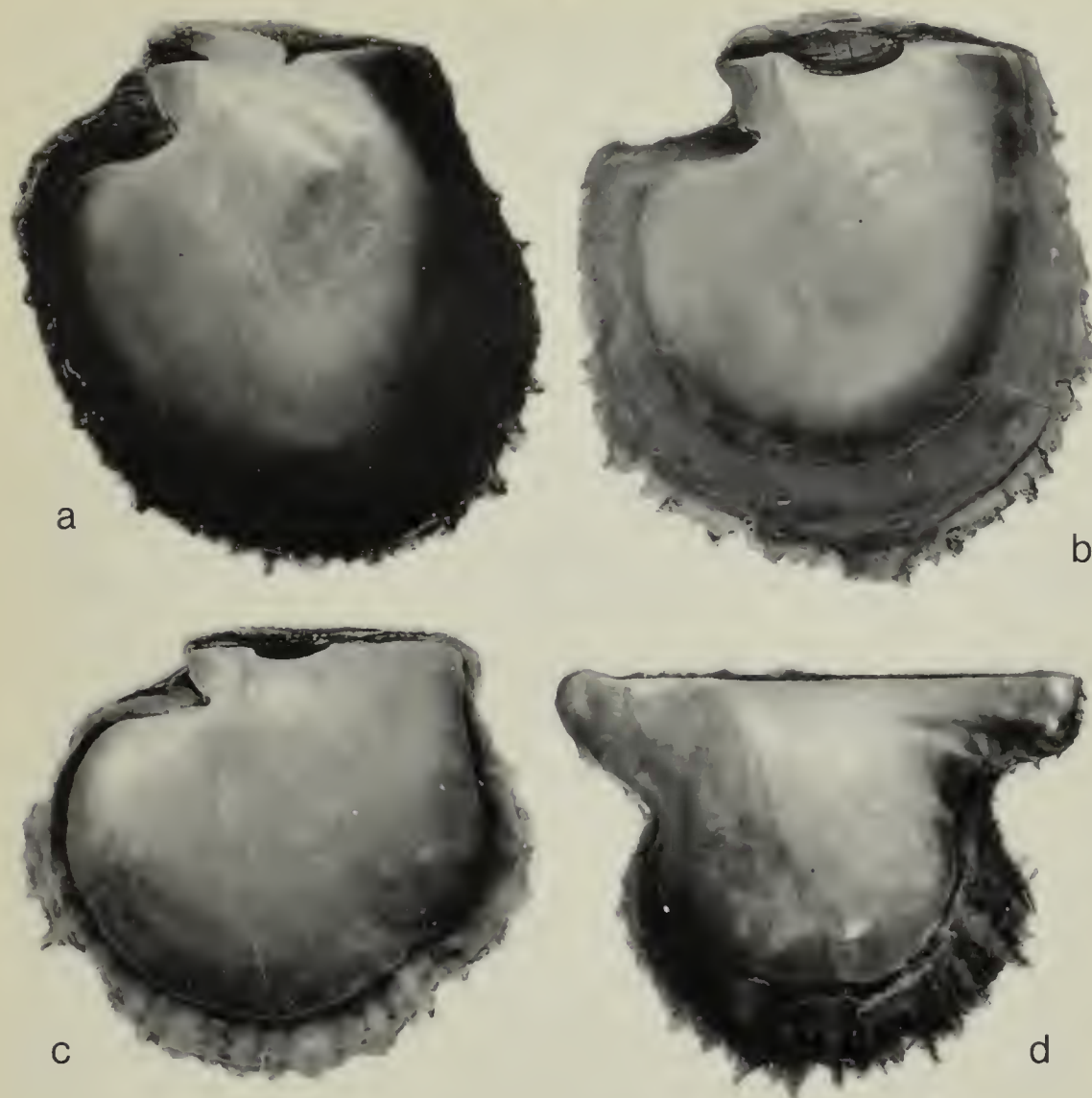


Fig. 2 — a, *Pinctada margaritifera cumingi* ($\times 0,34$); b, *P. mazatlanica* ($\times 0,36$); c, *P. m. zanzibarensis* ($\times 0,33$); d, *Pteria sterna* ($\times 0,55$).

Résultats

Analyse statistique descriptive:

La figure 4 représente les moyennes et les écart-types des trois variables considérées pour chaque échantillon. Pour la variable A/B, les valves fossiles se rapprochent des échantillons de *Pinctada mazatlanica* et de *Pteria sterna*. La variable A/C est peu informative car son écart-type est maximum pour l'échantillon fossile. Quant au rapport B/C, les valeurs obtenues pour les exemplaires fossiles sont plus proches de celles de *Pteria sterna* et secondairement, de celle de *Pinctada mazatlanica*. Ces trois échantillons semblent se caractériser, à l'inverse des deux autres, par une valeur de B plus petite que celle de A. De cette analyse, nous pouvons déduire que l'échantillon fossile se rapproche morphologiquement des taxons *Pteria sterna* et *Pinctada mazatlanica*.

Analyse multidimensionnelle:

Une analyse en composantes principales a été appliquée au tableau de contingence individus x variables. La représentation graphique des individus, selon leurs coordonnées sur les trois axes factoriels, a permis de tracer, dans l'espace à trois dimensions, une enveloppe caractérisant chaque échantillon analysé (Fig. 5-6).

L'axe 1, qui représente 52,61% de l'inertie totale, oppose les échantillons de *Pinctata margaritifera cumingi* (Fig. 5:1) et *P. m. zanzibarensis* (Fig. 5:2) à ceux des autres espèces. La variable B/C, qui donne une image de l'allongement de la valve, explique 43,6% de l'inertie de l'axe. Cet axe sépare les valves les plus aplaties (valeurs positives sur l'axe) de celles qui sont plus ovales (valeurs négatives).

L'axe 2, dont l'inertie est de 31,66%, est expliqué par les variables A/B et A/C dont les contributions sont respectivement de 38,4% et 36,7%. Ces rapports estiment la forme arrondie de la valve. Les échantillons de *Pinctada margaritifera cumingi* (Fig. 5:1), *P. mazatlanica* (Fig. 6:1), et les exemplaires fossiles constituent un groupe homogène par les coordonnées positives de leurs individus.

L'axe 3, dont la contribution relative à l'inertie totale est de 15,50%, est expliqué à 62,4% par la variable A/A' qui estime la concavité de la valve. Les sens positif de l'axe signifie que la valve a une concavité d'autant plus marquée que le rapport est faible. L'échantillon de la *P. sterna* (Fig. 6:2) est bien caractérisé par cet axe. Il est à noter que la concavité n'apparaît pas être un caractère biométrique discriminant dans la mesure où l'inertie de l'axe est faible. Par conséquent, l'absence de données pour cette variable dans les exemplaires fossiles ne perturbe pas l'interprétation que l'on peut déduire de l'analyse multidimensionnelle. Cependant, les valves droites que nous avons choisi de mesurer parce qu'elles étaient bien représentées dans l'échantillon fossile sont plus plates que les valves gauches. On peut donc estimer que la variable concavité n'a pas été suffisamment prise en compte dans notre analyse.

La projection des données concernant les exemplaires fossiles en éléments supplémentaires montre qu'ils apparaissent plus proches de *Pinctada mazatlanica* et de *Pteria sterna* sur l'axe 1: cet axe sépare du côté négatif les valves les plus ovales des valves plus aplaties. Sur l'axe 2, les exemplaires fossiles sont proches de *Pinctada mazatlanica* car ces deux ensembles sont caractérisés par des coordonnées uniquement positives sur cet axe; par contre, ici, les exemplaires fossiles sont éloignés de *Pteria sterna* car ce dernier est caractérisé par des coordonnées positives aussi bien que négatives sur le deuxième axe. Les conclusions déduites de cette dernière analyse renforcent les informations obtenues sur l'axe 1: les valves des exemplaires fossiles comme celles de *Pinctada mazatlanica* sont caractérisées par une valeur A supérieure à B, elles sont donc plus ovales que celles des autres formes.

Discussion et conclusion

Les exemplaires fossiles examinés proviennent du Pliocène piémontais mais des fossiles semblables sont également connus du Miocène dans le bassin d'Autriche, Suisse, France, Italie septentrionale. Hörnes (1870) décrit une valve du Miocène viennois, l'attribuant à *Pteria phalaenacea* (L.). Mayer

(1894) attribuée à *Meleagrina studeri* des échantillons analogues. Sacco (1898) confirme cette détermination et décrit des échantillons variés et incomplets du Miocène et du Pliocène. Cossmann et Peyrot (1914) estiment que les exemplaires de grande taille moyenne comme ceux utilisés dans ce travail représentent un stade âgé de *Meleagrina phalaenacea* ou doivent être rapportés à une espèce plus évoluée. Dollfus et Dautzenberg (1920) statuent définitivement sur les exemplaires fossiles en estimant qu'ils appartiennent à deux espèces: une petite espèce attribuée à *Meleagrina phalaenacea* et une plus grande qui correspond à la description de Mayer.

Dans l'ensemble, les données bibliographiques sur ce Lamellibranche perlier fossile sont rares; les spécimens sont souvent fragmentaires et réduits pour la plupart à la charnière, ce qui ne facilite pas les identifications.

Les formes actuelles examinées dans ce travail appartiennent aux deux seuls genres de cette famille représentés actuellement: *Pteria* (Scopoli, 1777) et *Pinctada* (Röding, 1798).

Le genre *Pteria* a été introduit en 1777 (Scopoli) pour les espèces les plus aviculidées de cette famille. On en trouve des représentants depuis le Trias jusqu'à l'époque actuelle.

Le genre *Pinctada* (Röding, 1798) se rapporte aux espèces les moins aviculidées de cette famille. Les espèces de ce genre, essentiellement pantropicales, existent depuis le Miocène jusqu'à l'époque actuelle. Moore (1969) a établi des synonymies de ces deux genres.

La systématique des espèces *Pinctada* reste confuse et 100 espèces environ ont été décrites sur la base de caractères morphologiques externes de la coquille. Ranson (1961) base sa révision du genre sur la structure de la charnière, la morphologie de la coquille larvaire ou prodissoconque, la forme laissée par l'impression musculaire sur la face interne des valves et la morphologie de la membrane anale. Il considère comme valides douze espèces actuelles seulement, en particulier *Pinctada margaritifera*, l'huître perlière à lèvres

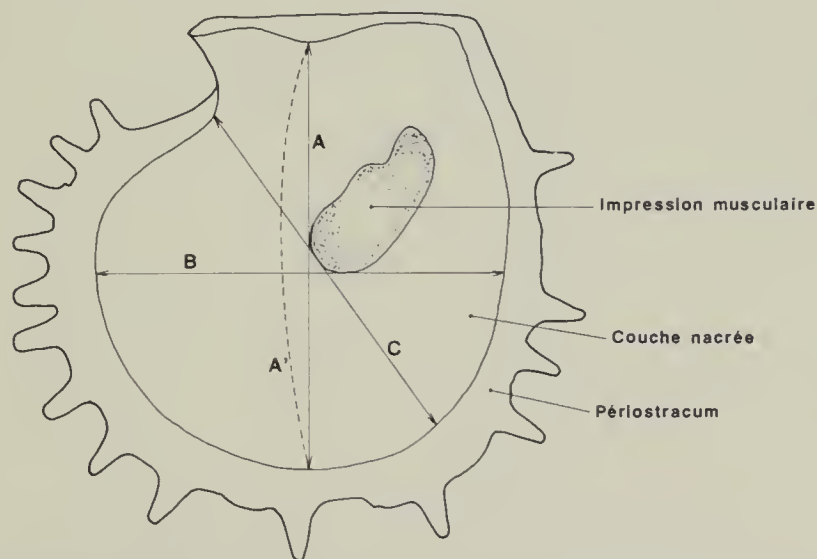


Fig. 3 — Mensurations effectuées sur les faces internes des valves.

noires, première espèce, décrite par Linné (1758) sous le binôme *Mytilus margaritiferus*, et *P. mazatlanica*. Ces deux grandes espèces perlières appartiennent au même groupe taxonomique caractérisé par l'absence de dents cardinales.

L'aire de distribution de *Pinctada margaritifera*, très vaste, englobe l'Océan Pacifique depuis la Polynésie orientale, le golfe Persique, l'Océan Indien et la Mer Rouge. Sur la base de cette distribution et de critères de morphologie externe, Jameson (1901) décrit cinq sous-espèces: *P. m. cumingi* du Pacifique oriental, *P. m. erythraensis* de la Mer Rouge, *P. m. persica* du golfe Persique, *P. m. zanzibarensis* de l'Océan Indien et *P. m. mazatlanica* de la côte pacifique du Mexique.

Ranson (1961) ne reconnaît pas ces cinq entités taxonomiques et admet la dernière au rang d'espèce. Cet auteur signale la grande ressemblance entre *P. margaritifera* et *P. mazatlanica* notamment par la morphologie de la coquille larvaire et la forme de l'impression musculaire mais estime que la forme de la membrane anale est un critère diagnostique.

Une analyse de ce critère au niveau populationnel montre qu'il n'est pas diagnostique (Blanc *et al.*, sous presse) et nous incite à rechercher d'autres critères. Les méthodes de la génétique des populations ont été appliquées à cette problématique au niveau spécifique entre *P. mazatlanica* et *P. margaritifera* et au niveau infraspécifique entre les différentes sous-espèces signalées par Jameson. L'analyse des variations géographiques de la diversité génétique a montré l'homogénéité des populations de Polynésie Orientale et leur originalité génétique par rapport à celles de l'Océan Indien (Durand et Blanc, 1986). Toutefois, la majorité du polymorphisme étant intrapopulationnelle (Blanc,

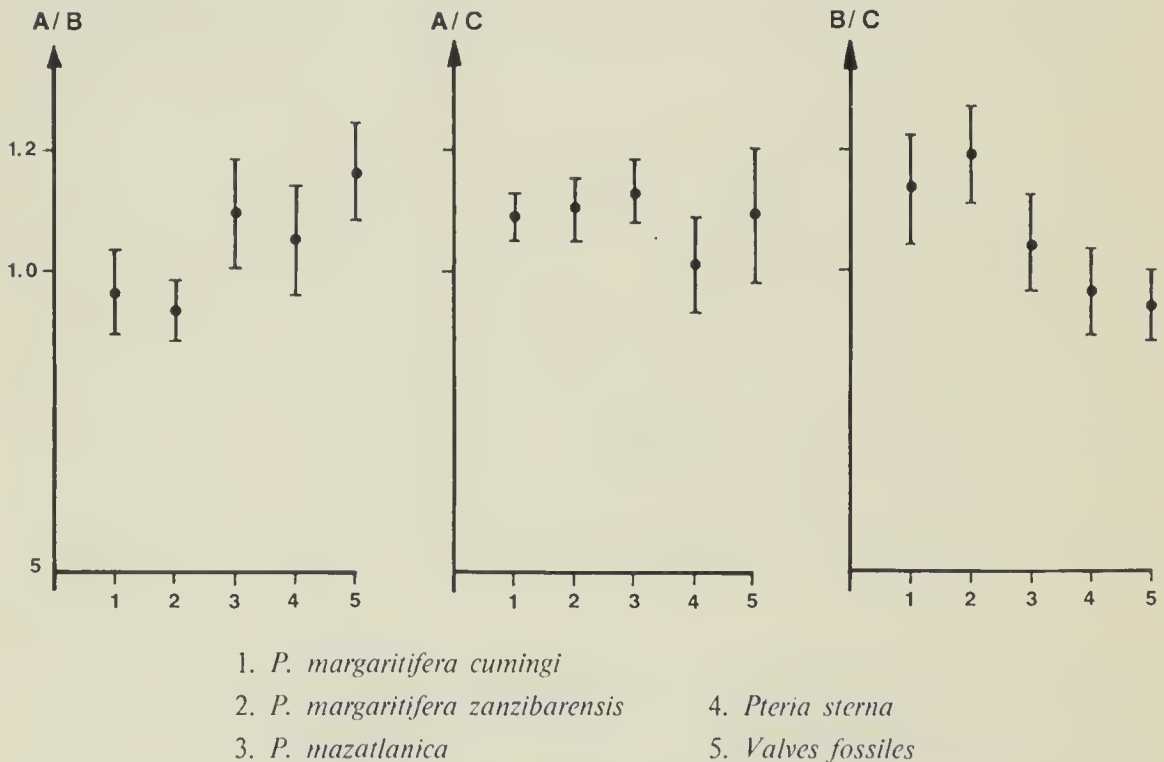


Fig. 4 — Moyennes et écarts types des variables biométriques pour les cinq échantillons analysés.

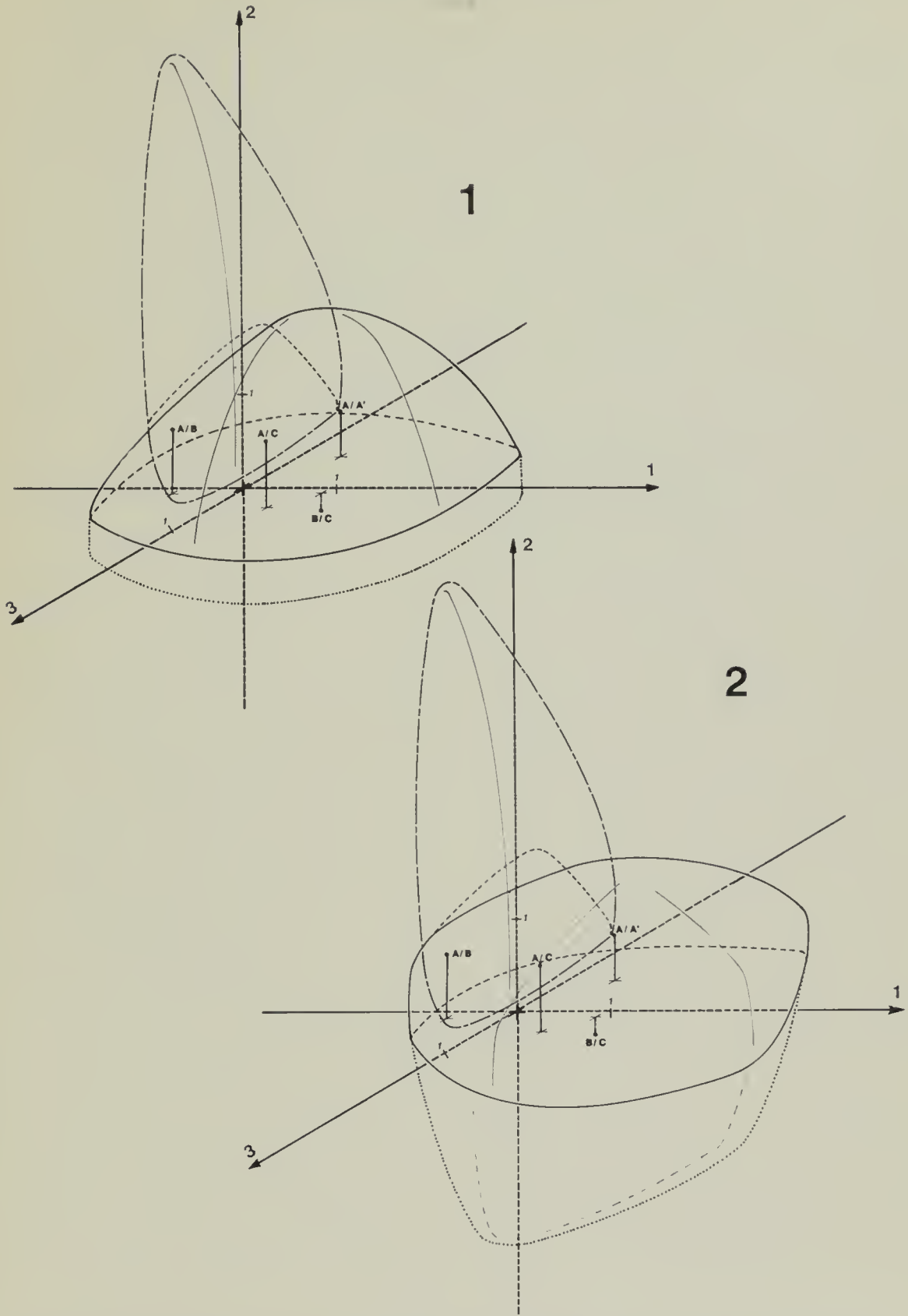


Fig. 5 — Enveloppe de projection des individus d'après leurs coordonnées dans l'analyse en composantes principales (voir méthodes). 1. *Pinctada margaritifera cumingi* (Polynésie orientale). 2. *Pinctada margaritifera zanzibarensis* (Ile Maurice). En superposition, exemplaires fossiles du Piémont. A/A', A/B, A/C, B/C: Variables.

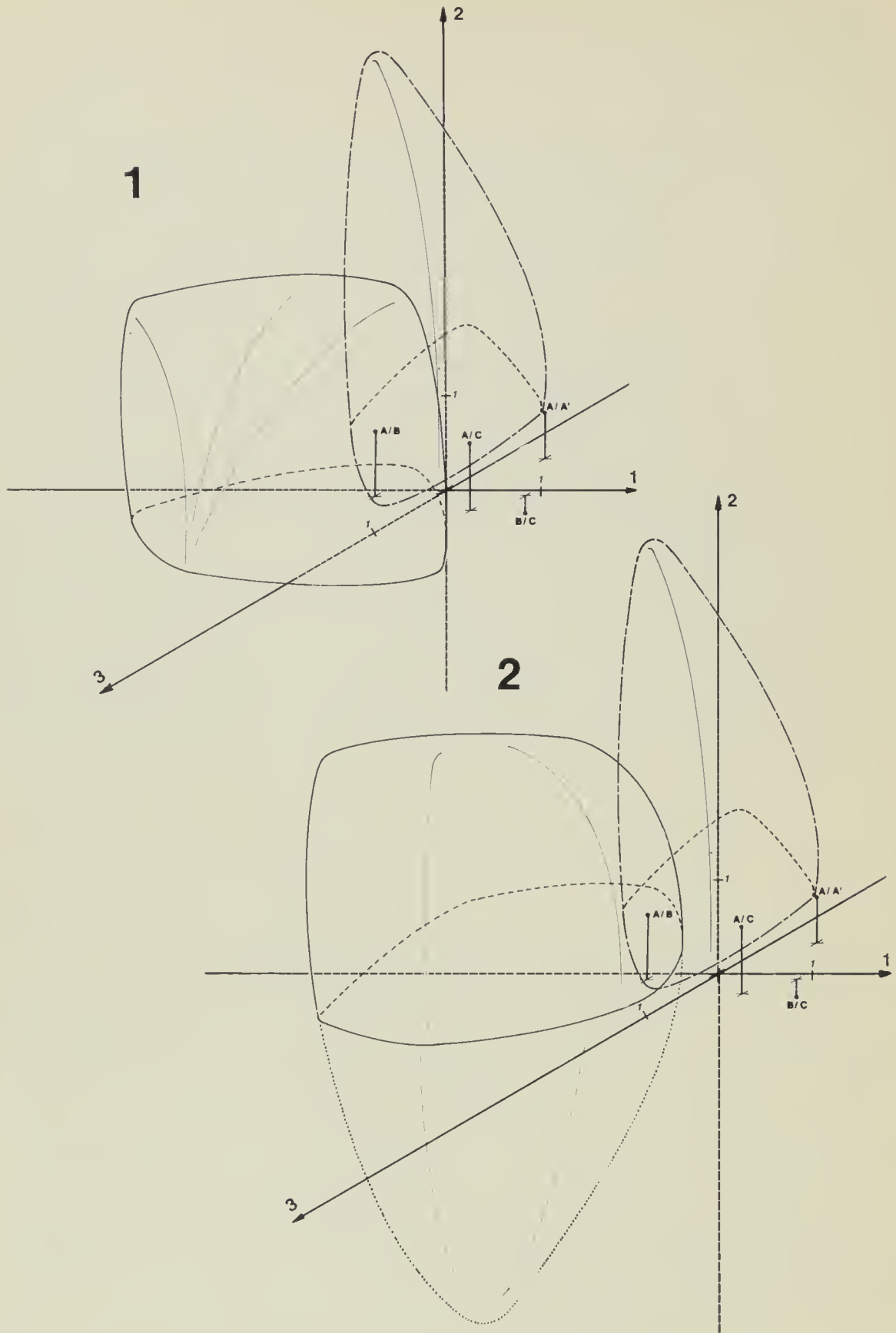


Fig. 6 — Enveloppe de projection des individus d'après leurs coordonnées dans l'analyse en composantes principales (voir méthodes). 1. *Pinctada mazatlanica* (Golfe de Basse Californie). 2. *Pteria sterna* (Côte Pacifique de Basse Californie). En superposition, exemplaires fossiles du Piémont. A/A', A/B, A/C, B/C: Variables.

1983) la divergence génétique apparaît bien inférieure au niveau spécifique.

L'analyse biométrique représente un autre type de méthode applicable au matériel fossile comme au matériel actuel et susceptible de fournir des éléments d'information sur les relations phylogénétiques existant entre la forme fossile et certaines espèces actuelles qui en sont issues ou qui leur sont étroitement apparentées. D'après les données obtenues ici, il semble que la nacre fossile du Mesopliocène d'Asti soit morphologiquement plus voisine à l'actuelle *mazatlanica*.

Au delà de l'aspect purement taxonomique, le type de sédiments, la faune et la flore associées aux spécimens fossiles étudiés permet de reconstituer leur paléoenvironnement. La profondeur du fond marin des environs d'Asti est estimée entre 20 et 40 mètres. Il s'agissait vraisemblablement d'un golfe tranquille sans apports terrigènes et sans fort courant ni récif corallien, mais avec quelques coraux isolés. La faune malacologique associée est caractéristique d'un climat chaud avec *Isognomon* sp. abondants (Caretto, 1975, 1986) (Fig. 1, b). Ces conditions sont voisines de celles qui règnent actuellement dans les baies abritées du golfe de Californie (Mexique) où vit *Pinctada mazatlanica* et où coexistent également deux espèces d'*Isognomon* (v. aussi Alison, 1979; Mira Keen, 1971; Tucker Abbott, 1974). *P. margaritifera*, plus étroitement associée au substrat corallien, vit actuellement dans des lagons d'atolls ou d'île hautes.

D'autres informations concernent aussi bien la morphologie des valves (concavité, charnière, bord supérieur) que des données paléocéologiques ou paléobiogéographiques pourraient compléter nos connaissances sur les affinités phylogénétiques de la forme fossile.

Cependant, indépendamment des définitions taxonomiques usitées, et comme annoncé précédemment encore discutables, des rapports étroits morphologiques et philétiques ont bien été confirmés entre les fossiles et les formes actuelles qui aboutissent à la *P. margaritifera* (populations indo-pacifiques et de la Basse-Californie).

Références bibliographiques

- Alison Kay, E., 1979 - Hawaiian marine shells (4) Mollusca. *Bishop Mus. press.* Honolulu: 1-653, ff. 195.
- Blanc F., 1983 - Polymorphisme enzymatique de trois populations naturelles de Nacre, *Pinctada margaritifera*, en Polynésie française. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 297 (3): 199-202.
- Blanc F., Durand P. & Shinh-Milhaud M., 1985 - Variabilité génétique des populations de Nacre noire perlière *Pinctada margaritifera* (Mollusque, Bivalve) de Polynésie, *Proc. of the Fifth Int. Coral Reef Congr.*, Tahiti, 4: 113-118.
- Caretto P. G., 1975 - Un raro Lamellibranco perlifero nel Pliocene piemontese. *Atti Soc. it. Sci. nat.*, Milano, 116 (1-2): 33-64, tt. 1-5, ff. 1-4.
- Caretto P. G., 1986 - Indicazioni su variazioni paleoclimatiche nel Pliocene piemontese. *Atti Soc. it. Sci. nat.*, Milano, 127 (1-2): 33-64, fig. 1, tt. 1-2.
- Cossmann M. & Peyrot A., 1914 - Conchologie néogénique de l'aquitaine, 2, Pélécy-podes, *Impr. A. Saugnac & C.*, Bordeaux: 1-426, 26 tt., 21 ff.

- Durand P. & Blanc F., 1986 - Divergence génétique chez un Bivalve marin tropical: *Pinctada margaritifera*. *Coll. Nat. CNRS. «Biologie des populations»*.
- Dollfus G. F. & Dautzenberg Ph., 1920 - *Mém. Soc. Géol. Fr., Paléontologie, Impr. Le Bigot Fr., Lille, 22 (27): 1-497, 22 tt.*
- Hörnes M., 1870 - Die fossilen Mollusken des Tertiär - Becken von Wien, 2, Bivalven. *Kais - König, Hoff und Staatsdruckerei, Wien: 1-479, 85 tt.*
- Jameson H. I., 1901 - *Margaritifera margaritifera* (L.) avec les variétés *zanzibarensis, persica, erythraensis, cumingi, matzatlanica*. *Proc. Zool. Soc., London: 373-396.*
- Mayer K., 1894 - Description des coquilles fossiles des étages supérieurs des terrains tertiaires supérieurs. *Journ. de Conc., Parigi, 34.*
- Mira Keen A., 1971 - Sea shells of tropical West America, *Stanford Univ. Press., Stanford, California: 1-1066, 22 tt.*
- Moore R. C., 1969 - *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part. N., 1, Mollusca 6, Bivalvia.*
- Ranson G., 1961 - Les espèces d'huîtres perlières du genre *Pinctada*. *Mém. Inst. Roy. des Sciences Naturelles de Belgique, 2 (67):3-95.*
- Sacco F., 1898 - I Molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Parte 25. *C. Clausen, Torino: 1-76, 12 tt.*
- Tucker Abbott R., 1974 - American seashells. *Van Nostrand Reinhold C., New York: 1-663.*